

沼水蛙繁殖期鸣声特征及鸣叫节律

贾乐乐 王同亮 翟晓飞 汪继超*

海南师范大学生命科学学院, 热带岛屿生态学教育部重点实验室 海口 571158

摘要: 鸣叫对无尾两栖类动物的生存与繁殖起重要作用。蛙类的鸣叫行为受到环境因素影响表现出一定的节律性。2016年8和9月,采用录音机和指向性话筒,在野外录制了57只沼水蛙(*Hylarana guentheri*)的鸣声并对其鸣声特征进行分析;通过悬挂录音笔和自动温湿度记录仪研究了沼水蛙鸣叫节律(17 d)及其与环境温度、相对湿度的关系。结果显示,沼水蛙的鸣声由1~4个音节组成,不同类型鸣声间的音节主频、音节时长存在显著差异($P < 0.05$)。该物种全天具有鸣叫行为,13:00~14:00时为鸣叫高峰期。白天单音节鸣声、双音节鸣声、三音节鸣声、总鸣声和总音节的数量较夜晚显著增加($P < 0.01$)。鸣声数量和音节数量均与环境温度呈正相关($P < 0.01$)。结果表明,沼水蛙通过改变音节数量、音节主频和音节时长改变鸣叫策略。沼水蛙的鸣叫行为具有昼夜节律性且受环境温度的影响。

关键词: 沼水蛙; 鸣声特征; 日节律; 环境温度; 相对湿度

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2019) 05-659-09

Acoustic Characteristics and Temporal Rhythms of the Calling Behavior of *Hylarana guentheri* during the Breeding Season

JIA Le-Le WANG Tong-Liang ZHAI Xiao-Fei WANG Ji-Chao*

Ministry of Education Key Laboratory for Ecology of Tropical Islands, College of Life Sciences,
Hainan Normal University, Haikou 571158, China

Abstract: Acoustic communication plays an important role in the survival and reproduction of anurans. In anurans, the calling activity has a circadian rhythm that is affected by environmental factors and social context. In this study, we recorded the calls of 57 males of *Hylarana guentheri*, from August to September in 2016, to analyze their acoustic characteristics. We investigated the temporal rhythm of the calling behavior and the relationship with the air temperature and relative humidity (17 d). The results showed that the calls of *H. guentheri* were composed of from a single note to four notes (Fig. 1), the notes from different call types of *H. guentheri* differed in dominant frequency and duration ($P < 0.05$) (Games-Howell test, Table 1). The calling activity occurred from day to night, with a peak at 13:00 - 14:00 (Fig. 2). Moreover, the number of call in

基金项目 中国科学院大学生创新实践训练计划项目(No. 20184000530);

* 通讯作者, E-mail: wjc@hainnu.edu.cn;

第一作者介绍 贾乐乐, 女, 本科生; 研究方向: 两栖爬行动物生态与保护生物学; E-mail: jll@hainnu.edu.cn。

收稿日期: 2019-05-14, 修回日期: 2019-07-24 DOI: 10.13859/j.cjz.201905006

single-note calls, two-note calls, three-note calls, total calls and total notes were greater during the day than at night ($P < 0.01$) (Mann-Whitney U test, Table 2). Furthermore, the calling activity of *H. guentheri* was affected by the air temperature ($P < 0.01$) (Spearman correlation analysis, Fig. 3). The results showed that the strategy of call was changed by changing the number of notes, dominant frequency of notes and duration of notes. The calling activity of *H. guentheri* followed circadian rhythm, and affected by air temperature.

Key words: Acoustic characteristics; Air temperature; Daily circadian rhythm; *Hylarana guentheri*; Relative humidity

鸣叫是无尾两栖类动物个体间进行声音通讯的重要方式之一，蛙类的鸣声在求偶、预警和保护领地等过程中起重要作用 (Wells et al. 2006, Chuang et al. 2016)。无尾两栖类动物的鸣声结构相对简单，蛙类可通过改变鸣声频率、时长、音节个数等特征增加声音信号的复杂性，从而提高通讯效率，在性选择中获得优势 (Ryan et al. 1982, Wells et al. 2006)。然而，个体鸣叫需要付出高昂的能量代价，复杂的鸣声消耗个体相对更多的能量，也增加了被捕食或寄生的风险 (Ryan et al. 1982, Prestwich 1994)。研究发现雄性个体间进行激烈竞争时，雄蛙通常发出更多、更复杂的鸣声，而周围鸣叫个体较少时雄蛙发出较为简单的鸣声 (Ryan et al. 2001)。因此，对无尾两栖类动物声音特征的研究有助于理解鸣声结构复杂性进化。

大部分无尾两栖类动物的鸣叫行为具有一定 的节律性，如红蹼树蛙 (*Rhacophorus rhodopus*) 鸣叫开始于每晚 19:00 时，次日 3:00 时结束 (孙志新等 2017)；溪蛙 (*Crossodactylus gaudichaudii*) 在白天鸣叫 (Almeida-Gomes et al. 2007)；大泛树蛙 (*R. dennysi*) 夜间鸣叫，午夜前期为其鸣叫高峰期 (Wang et al. 2012)。蛙类的鸣叫节律受到竞争、求偶等行为的影响 (Given 1987, Wells et al. 2006)，如吠叫树蛙 (*Hyla gratiosa*) 当雌性个体出现时，鸣叫行为结束 (Murphy 1999)；木匠蛙 (*Rana virgatipes*) 随着雄性的增多，争斗鸣声的数量增加 (Given 1987)；角斗士蛙 (*Hypsiboas goianus*) 根据夜晚不同时期的行为活动，调整其争斗鸣声与广告鸣声的数量 (Dias et al. 2017)。此外，大量研究发现无尾两栖类动物

的鸣叫节律除了受生物因素的影响也受环境温度 (Cui et al. 2011, 王同亮等 2019)、相对湿度 (Cree 1989, 王同亮等 2019)、光照强度 (Hatano et al. 2002) 及季节变换 (Canavero et al. 2008) 等非生物因素的影响 (Dias et al. 2017)。一般认为，环境温度是影响无尾两栖类动物鸣叫活动主要的非生物因素，相对湿度制约该类群的分布，调节其鸣叫行为 (Harris 1966, van Sluys et al. 2012, Caldart et al. 2016)。目前，对蛙类鸣叫节律的研究主要集中在夜间具有鸣叫行为的物种中，而对全天具有鸣叫行为的物种研究相对较少 (Almeida-Gomes et al. 2007, Cui et al. 2011)。对特殊物种的鸣叫节律研究有助于理解该类群的声音通讯，对其繁殖生物学的研究也具有重要作用。

沼水蛙 (*Hylarana guentheri*) 隶属于蛙科 (Ranidae) 水蛙属。成年雄性体长 59~82 mm，雌性体长 62~84 mm。该物种在国内主要分布在云南、浙江、广西、海南等南部地区，国外主要分布在越南和老挝 (费梁等 2012)。不同地区沼水蛙繁殖期具有一定差异，如沼水蛙在福建繁殖期为 4 至 9 月 (蔡明章 1979)，在广东肇庆繁殖期为 4 至 6 月 (叶志强等 2016)。繁殖期间白天与夜晚雄蛙均具有鸣叫行为 (蔡明章 1979, Zhou et al. 2014, 叶志强等 2016)。抱对行为多发生在每天的 19:00 时至次日 3:00 时左右 (邹佩贞等 2003)。本课题组前期研究发现，栖息于海南岛的沼水蛙每年 2 月初开始繁殖，12 月初繁殖结束。目前国内外对该物种的鸣声特征已进行了相关报道，Wei 等 (2019) 通过分析分布在浙江省的沼水蛙的鸣声特征，并与其他分布区沼水蛙的鸣声特征进

行了比较, 认为该物种的鸣声存在地理变异。本研究分析了分布在海南岛的沼水蛙的鸣声特征及鸣叫节律。

1 材料与方法

1.1 地点与材料

本研究于海南省海口市的一处人工湖进行($19^{\circ}59'52''\text{N}$, $110^{\circ}20'36''\text{E}$, 海拔12 m)。录音期间环境温度 $25.9\sim34.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 $54.5\%\sim100.0\%$ 。实验过程中, 随机捕捉了14只成年雄性沼水蛙, 其体长为 $(84.18\pm5.49)\text{ mm}$, 体重为 $(38.91\pm6.38)\text{ g}$ 。

1.2 实验方法

2016年8和9月, 采用指向性话筒(SENNHEISER-K6, Sennheiser electronic corporation, Germany)连接录音机(MARANTZ-PMD661, Marantz Japan Inc., Japan)录制鸣声, 每个个体录音时长 $10\sim15\text{ min}$ 。录音采用单声道模式(mono), 音频文件以wav格式保存。沼水蛙常栖息于静水池周边, 且具有集群鸣叫行为及较强的领域性。为避免对同一只个体重复录音, 录音过程中首先根据动物鸣声选取录音区域, 然后通过鸣叫个体数量及位置选择距离录音者约1 m的个体(周围鸣叫个体尽量少)进行录音(Arini et al. 2016)。录音结束后, 标记该区域的位置。本研究共选取了11个录音区域。

通过悬挂录音笔(Q600, 华声迪科技有限公司, 中国)全天24 h录音, 研究鸣叫行为的节律性。采用自动温湿度记录仪(HOBO Prov2, Part U23-001, Onset Computer Corporation, USA)每隔1 h自动记录1次环境温度和相对湿度。根据研究期间的日出和日落时间, 将每天的6:00时至20:00时(14 h)划分为白天, 20:00时至次日6:00时(10 h)划分为夜晚。

1.3 数据分析

采用Adobe Audition 3.0(Adobe Systems Incorporated, USA)对鸣声的音节时长、音节主频、音节基频及鸣声时长进行分析。采用

Praat软件Version 5.1.11(University of Amsterdam, Netherlands)绘制鸣声的波形图和语图。采用SPSS19.0软件(IBM SPSS Inc., USA)进行统计分析。所有数据在统计分析前, 经正态分布检验(Kolmogorov-Smirnov test)和方差齐性检验(Levene test)。采用Welch检验对多组音节间鸣声参数进行比较; 采用Games-Howell检验进行音节间鸣声参数的两两比较; 采用Mann-Whitney U检验对白天与夜晚单位时间内的鸣声数量、音节数量进行差异显著性分析; 采用Spearman相关性分析, 分析单位时间内鸣声数量、音节数量与环境温度、相对湿度的相关性。数据以平均值 \pm 标准差(Mean \pm SD)表示, $P<0.05$ 为差异显著, $P<0.01$ 为差异极显著。

2 结果

2.1 鸣声特征

本研究分析了57只沼水蛙的300个鸣声。该物种的鸣声由1~4音节构成。其中单音节鸣声分析了24只个体的120个鸣声, 双音节鸣声分析了17只个体的85个鸣声, 三音节鸣声分析了11只个体的55个鸣声, 四音节鸣声分析了9只个体的40个鸣声。录音期间发现, 当鸣叫个体间的距离较远或鸣叫个体数量较少时, 该物种通常发出单音节鸣声或双音节鸣声; 当鸣叫个体距离较近且鸣叫个体数量较多时, 部分沼水蛙个体发出音节个数较多的三音节鸣声或四音节鸣声, 或单音节鸣声与双音节鸣声交替鸣叫。鸣声的波形图和语图详见图1, 鸣声特征见表1。

该物种音节主频变化范围为 $394.68\sim1\,635.86\text{ Hz}$, 音节时长变化范围为 $82.00\sim201.67\text{ ms}$, 不同类型鸣声间的音节主频和音节时长具有显著差异($P<0.05$, 表1), 音节主频和音节时长在同一类型鸣声中均无显著差异($P>0.05$, 表1)。音节基频变化范围为 $140.60\sim515.60\text{ Hz}$, 所有音节的基频间均无显著差异($P>0.05$, 表1)。

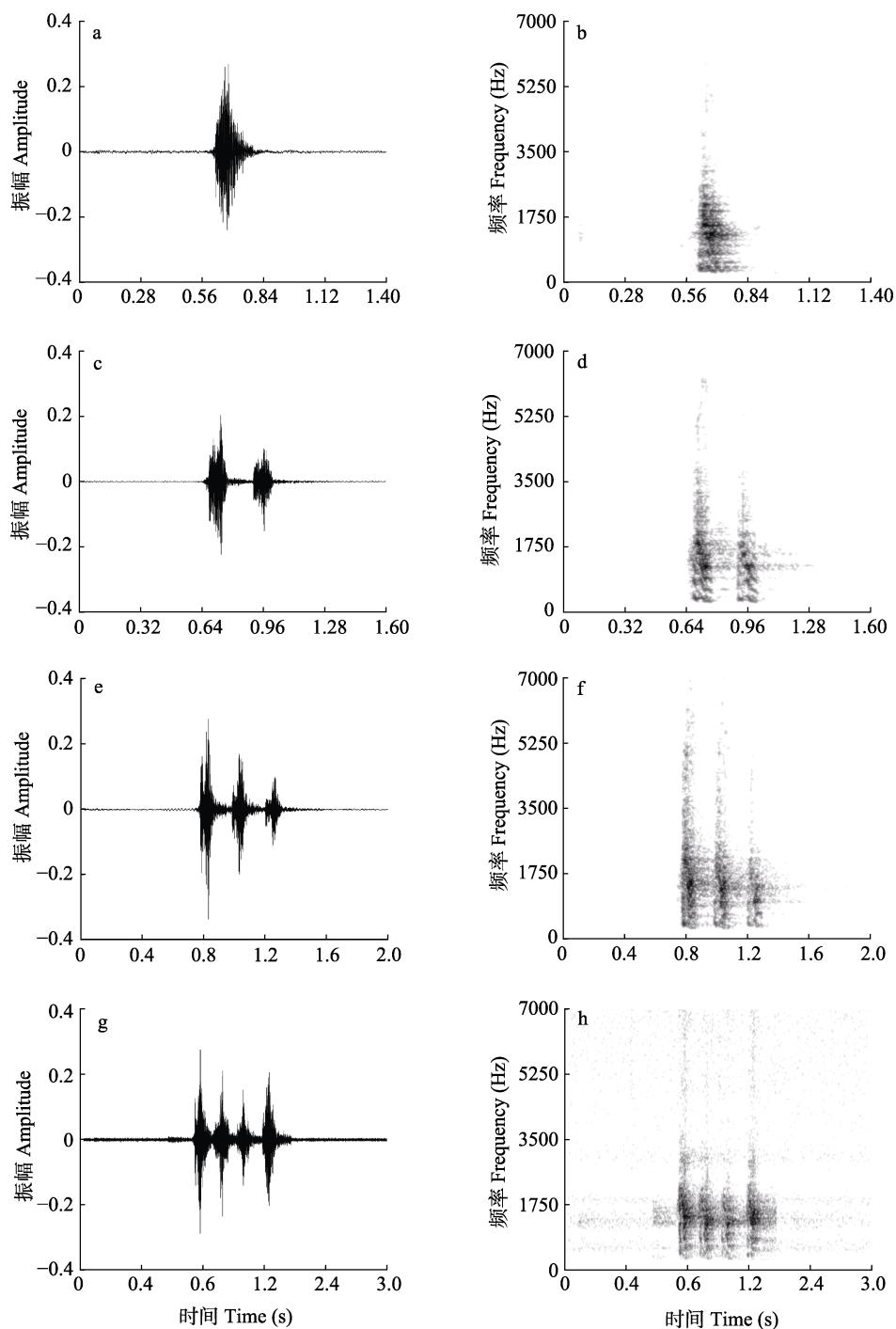


图 1 沼水蛙鸣声的波形图和语图

Fig. 1 Oscillogram and sonogram of calls in *Hylarana guentheri*

图 a、c、e、g 分别表示单音节、双音节、三音节和四音节鸣声的波形图；b、d、f、h 分别表示单音节、双音节、三音节和四音节鸣声的语图。

Figure a, c, e, and g represent the oscillogram of calls that were composed of from a single note to four notes, respectively. Figure b, d, f, and h represent the sonogram of calls that were composed of from a single note to four notes, respectively.

表1 沼水蛙鸣声属性

Table 1 Acoustic properties of *Hylarana guentheri*

鸣声类型 Call types	鸣声时长 (ms) Call duration	音节 Note	主频 (Hz) Dominant frequency	基频 (Hz) Fundamental frequency	音节时长 (ms) Note duration
单音节鸣声 Single-note call	113.62 ± 30.23	1	1 037.69 ± 309.87 ^d	362.32 ± 35.39	116.26 ± 31.41 ^{bcd}
双音节鸣声 Two-note call	337.62 ± 15.32	1	1 208.38 ± 125.54 ^{cd}	349.44 ± 24.57	110.28 ± 11.70 ^d
		2	1 071.72 ± 165.50 ^d	341.62 ± 21.86	109.44 ± 8.78 ^d
三音节鸣声 Three-note call	574.47 ± 17.31	1	1 246.51 ± 140.05 ^{bcd}	373.07 ± 52.00	122.75 ± 22.90 ^{abcd}
		2	1 234.10 ± 156.09 ^{bcd}	361.22 ± 58.47	129.19 ± 20.79 ^{abcd}
		3	1 080.91 ± 253.32 ^{cd}	357.91 ± 40.26	113.39 ± 15.77 ^{cd}
四音节鸣声 Four-note call	803.56 ± 57.27	1	1 426.89 ± 54.41 ^a	325.48 ± 47.52	154.50 ± 19.29 ^a
		2	1 291.38 ± 204.82 ^{abcd}	351.55 ± 95.20	141.11 ± 17.80 ^{ab}
		3	1 401.00 ± 82.63 ^{ab}	317.69 ± 37.29	136.83 ± 14.84 ^{abc}
		4	1 345.84 ± 168.08 ^{abc}	333.26 ± 54.62	138.83 ± 13.15 ^{ab}
		$F = 12.964^{**}$		$F = 1.747^{\text{NS}}$	$F = 10.987^{**}$

同一列中所有上标字母均不相同时表示差异显著 ($P < 0.05$) (Games-Howell test, $\alpha = 0.05$) ; **: $P < 0.01$, 为差异极显著; NS 为无显著差异。

All superscripts letters in the same column are not the same to indicate significant difference ($P < 0.05$) (Games-Howell test, $\alpha = 0.05$), ** indicated significant differences at $P < 0.01$, NS indicated not significant.

2.2 鸣叫节律

采用录音笔录制了 17 d 鸣声, 共收集沼水蛙鸣声 375 255 个, 其中单音节鸣声占比 71.03%, 双音节鸣声占比 26.53%, 三音节鸣声占比 2.35%, 四音节鸣声占比 0.09%。每天 5:00 至 6:00 时沼水蛙的鸣声数量开始增加, 13:00 至 14:00 时为鸣叫高峰期, 此后鸣声数量开始降低 (图 2a)。白天单音节鸣声、双音节鸣声、三音节鸣声、总鸣声和总音节的数量显著高于夜晚 ($P <$

0.01, 表 2), 四音节鸣声的数量在白天与夜晚无显著差异 ($P > 0.05$, 表 2)。

环境温度每天 6:00 至 7:00 时开始升高, 14:00 至 15:00 时达到高峰, 此后开始降低 (图 2b)。相对湿度从 6:00 至 7:00 时逐渐降低, 14:00 时至 15:00 时达到最低, 此后开始升高(图 2b)。沼水蛙鸣声数量和音节数量均与环境温度呈正相关 ($P < 0.01$, 图 3), 与相对湿度均无显著相关性 ($P > 0.05$, 图 4)。

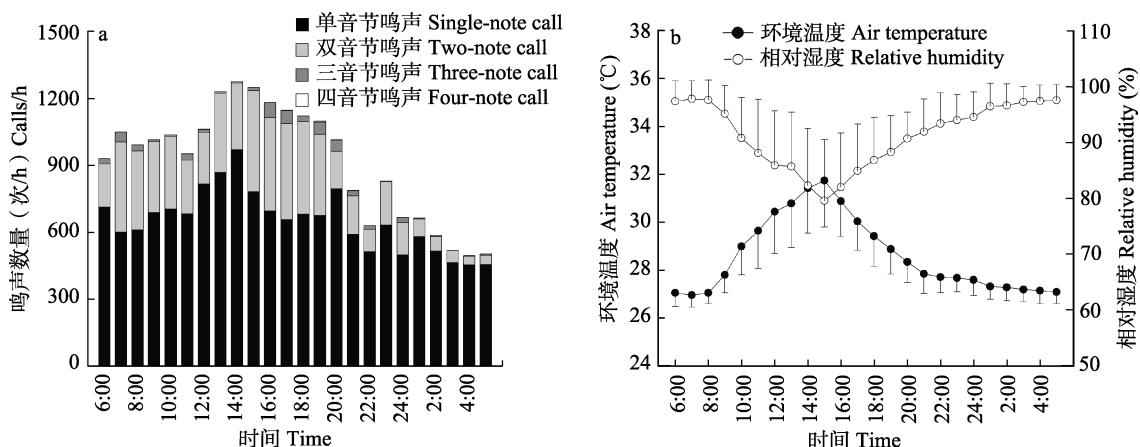


图2 沼水蛙鸣声数量 (a)、栖息地环境温度和相对湿度 (b) 随时间的变化

Fig. 2 Diurnal variation in calls (a), air temperature and relative humidity (b) of *Hylarana guentheri*

表 2 沼水蛙白天与夜晚鸣声数量、音节数量的比较

Table 2 Comparison of calls, notes between day and night of *Hylarana guentheri*

鸣声类型 Call types	数量 (次/h) Calls per 1 h and notes per 1 h		Z
	白天 Day	夜晚 Night	
总鸣声 Total call	1 097.53 ± 508.79	670.84 ± 563.36	- 8.369**
总音节 Total note	1 489.42 ± 955.56	804.99 ± 893.27	- 8.808**
单音节鸣声 Single-note call	726.18 ± 306.92	551.24 ± 364.34	- 5.307**
双音节鸣声 Two-note call	342.78 ± 383.85	105.74 ± 283.11	- 9.134**
三音节鸣声 Three-note call	27.60 ± 85.93	13.18 ± 57.74	- 5.307**
四音节鸣声 Four-note call	0.97 ± 5.76	0.68 ± 4.79	- 1.924

: $P < 0.01$, 差异极显著。 indicated significant differences at $P < 0.01$.

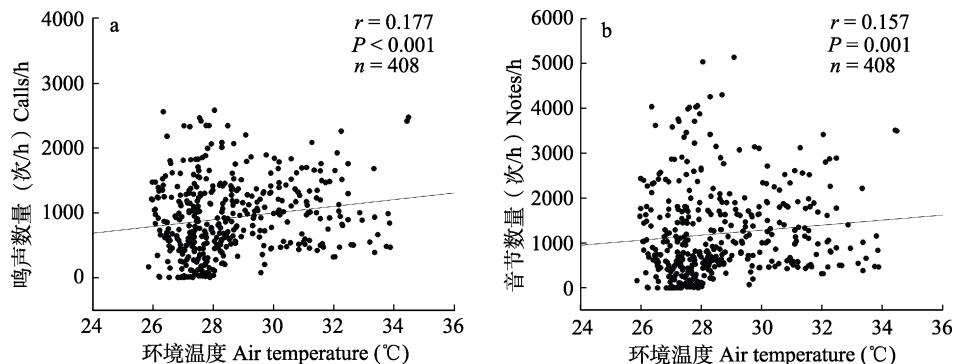


图 3 沼水蛙鸣声数量 (a)、音节数量 (b) 与环境温度的关系

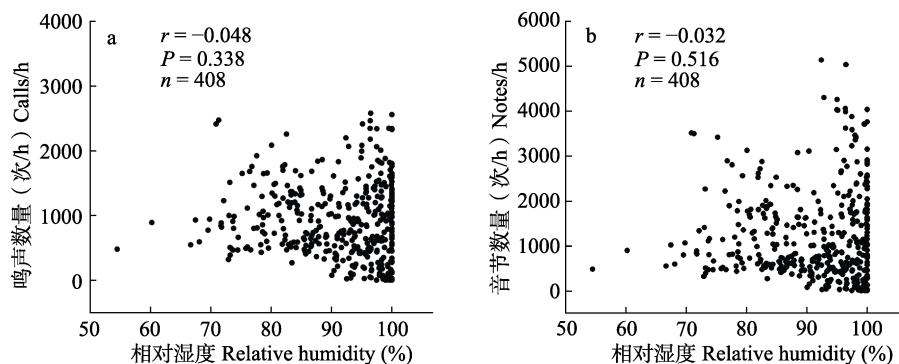
Fig. 3 Relationship between calls (a), notes (b) and temperature of *Hylarana guentheri*

图 4 沼水蛙鸣声数量 (a)、音节数量 (b) 与相对湿度的关系

Fig. 4 Relationship between calls (a), notes (b) and relative humidity of *Hylarana guentheri*

3 讨论

3.1 鸣声特征

通常发出持续时间长、音节个数较多、频

率较低及复杂声音信号的雄蛙在竞争中获得更多的优势 (Wells et al. 2006, Bernal et al. 2009)。分布在海南岛的沼水蛙在繁殖期发出 1 ~ 4 个音节的鸣声。不同类型鸣声的音节主频和音节

时长具有显著差异。因此, 沼水蛙通过改变音节个数, 音节主频和音节时长改变鸣叫策略。

蛙类鸣叫需要付出能量代价, 复杂鸣声消耗更多的能量, 而较大的体型适宜更好的储能 (Ryan et al. 1982, Bernal et al. 2009)。对越南沼水蛙种群的研究发现, 体型过小的雄蛙不能发出三音节鸣声 (Ngo et al. 2012)。此外, 性选择压力促进无尾两栖类动物声音信号的进化, 激烈的竞争促使雄性发出更复杂的鸣声来获得更多交配机会 (Narins et al. 2000, Tobias et al. 2010)。分布在海南的沼水蛙与其他地理种群的沼水蛙在鸣声音节个数上出现不同程度的差异, 浙江沼水蛙种群 (平均体长 52.0 mm) 的鸣声包含 1~5 个音节 (Wei et al. 2019), 越南沼水蛙种群 (平均体长 70.77 mm) 的鸣声包含 1~3 个音节 (Ngo et al. 2012), 海南沼水蛙种群 (平均体长 84.18 mm) 的鸣声由 1~4 个音节构成。海南沼水蛙种群体型较越南沼水蛙种群更大, 鸣声的音节个数也较越南沼水蛙种群多。浙江沼水蛙种群体型较越南与海南沼水蛙种群小, 却发出音节个数更多的鸣声, 这可能与该种群面临更大的性选择压力有关。录音期间发现多音节鸣声往往发生在有多个个体近距离同时鸣叫时, 这与 Ngo 等 (2012) 对越南沼水蛙种群的观察一致。因此, 海南沼水蛙种群与其他地理种群的沼水蛙音节个数的差异可能是性选择压力和个体形态特征的不同导致。此外, 遗传距离 (Funk et al. 2009)、地理环境 (Narins et al. 1986) 等因素也可能引起蛙类鸣声地理变异。

3.2 鸣叫节律

通常蛙类的鸣叫行为具有物种特异性, 大多数蛙类的鸣叫行为发生在夜间 (Dias et al. 2017)。本研究发现, 与大多数物种的鸣叫行为不同, 沼水蛙全天均具有鸣叫行为, 13:00 至 14:00 时为鸣叫高峰期, 因此该物种的鸣叫节律为 24 h 的昼夜节律。

研究发现, 受不同活动行为影响, 无尾两栖类动物在同一天不同时间鸣声数量具有一定

的差异, 如巴西雨蛙 (*Scinax centralis*) 可通过在不同时间的鸣声数量变化反映争斗、求偶等行为 (Bastos et al. 2011)。许多雄蛙在雌性到来前进行激烈竞争来吸引雌性 (Murphy 1999, Bastos et al. 2011)。本研究发现, 沼水蛙白天的鸣叫行为较夜晚更活跃, 这可能是雄性沼水蛙在白天进行激烈的鸣声争斗吸引雌性和维护领地。

环境温度和相对湿度对蛙类鸣叫节律的影响具有物种特异性 (Saenz et al. 2006, Almeida-Gomes et al. 2007)。研究发现栖息地温度、相对湿度与红蹼树蛙鸣声数量均无相关性 (孙志新等 2017), 而 Cui 等 (2011) 在仙琴蛙 (*Babina daunchina*) 的研究中发现, 鸣声数量与温度正相关, 与相对湿度负相关。本研究发现栖息地环境温度与沼水蛙的鸣声数量、音节数量呈正相关, 相对较高的温度可能提高了该物种的代谢率, 为鸣叫提供了更多能量。栖息地相对湿度与沼水蛙鸣声数量、音节数量均无显著相关性, 这可能是相对湿度始终维持较高水平 (54.5%~100%) 可使沼水蛙保持活跃的鸣叫行为。此外, 光照、降雨量等其他环境因素也可能影响蛙类的鸣叫节律, 沼水蛙鸣叫节律及其影响因素仍需进一步研究。

致谢 海南师范大学生命科学学院本科生王才英、江杏香、周春花在野外实验和数据处理中给予帮助, 海南师范大学肖繁荣老师在数据处理过程中提出意见和建议, 在此一并表示感谢。

参 考 文 献

- Almeida-Gomes M, van Sluys M, Duarte Rocha C F, et al. 2007. Calling activity of *Crossodactylus gaudichaudii* (Anura: Hylodidae) in an Atlantic Rainforest area at Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. Belgian Journal of Zoology, 137(2): 203–207.
- Arini K, Noer M I, Wulandari A, et al. 2016. Temporal and spectral variation in advertisement call of males *Microhyla achatina* (Tschudi, 1838) are sufficient for individual discrimination // AIP Conference Proceedings. AIP Publishing, 1744(1): 020032.
- Bastos R P, Alcantara M B, Morais A R, et al. 2011. Vocal behaviour and conspecific call response in *Scinax centralis*. Herpetological

- Journal, 21(1): 43–50.
- Bernal X E, Akre K L, Baugh A T, et al. 2009. Female and male behavioral response to advertisement calls of graded complexity in túngara frogs, *Physalaemus pustulosus*. Behavioral Ecology & Sociobiology, 63(9): 1269–1279.
- Caldart V M, Iop S, Lingnau R, et al. 2016. Calling activity of a stream-breeding frog from the austral Neotropics: Temporal patterns of activity and the role of environmental factors. *Herpetologica*, 72(2): 90–97.
- Canavero A, Arim M, Naya D E, et al. 2008. Calling activity patterns in an anuran assemblage: The role of seasonal trends and weather determinants. *North-Western Journal of Zoology*, 4(1): 29–41.
- Chuang M F, Kam Y C, Bee M A. 2016. Quantitative description of the vocal repertoire of the territorial olive frog *Babina adenopleura* from Taiwan. *Bioacoustics*, 25(1): 1–18.
- Cree A. 1989. Relationship between environmental conditions and nocturnal activity of the terrestrial frog, *Leiopelma archeyi*. *Journal of Herpetology*, 23(1): 61–68.
- Cui J G, Song X W, Fang G Z, et al. 2011. Circadian rhythm of calling behavior in the Emei music frog (*Babina daunchina*) is associated with habitat temperature and relative humidity. *Asian Herpetological Research*, 2(3): 149–154.
- Dias T M, Prado C P A, Bastos R P. 2017. Nightly calling patterns in a Neotropical gladiator frog. *Acta Ethologica*, 20(3): 207–214.
- Funk W C, Cannatella D C, Ryan M J. 2009. Genetic divergence is more tightly related to call variation than landscape features in the Amazonian frogs *Physalaemus petersi* and *P. freibergi*. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(9): 1839–1853.
- Given M F. 1987. Vocalizations and acoustic interactions of the carpenter frog, *Rana virgatipes*. *Herpetologica*, 43(4): 467–481.
- Harris C M. 1966. Absorption of sound in air versus humidity and temperature. *Acoustical Society of America Journal*, 40(1): 148–159.
- Hatano F H, Rocha C F D, van Sluys M. 2002. Environmental factors affecting calling activity of a tropical diurnal frog (*Hylodes phyllodes*: Leptodactylidae). *Journal of Herpetology*, 36(2): 314–318.
- Murphy C G. 1999. Nightly timing of chorusing by male barking treefrogs (*Hyla gratiosa*): The influence of female arrival and energy. *Copeia*, 1999(2): 333–347.
- Narins P M, Lewis E R, McClelland B E. 2000. Hyperextended call note repertoire of the endemic Madagascar treefrog *Boophis madagascariensis* (Rhacophoridae). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 250(3): 283–298.
- Narins P M, Smith S L. 1986. Clinal variation in anuran advertisement calls: Basis for acoustic isolation? *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 19(2): 135–141.
- Ngo B V, Ngo C D, Nguyen X T, et al. 2012. Advertisement calls and reproductive activity of *Hylarana guentheri* (Boulenger, 1882) from Bach Ma National Park. *Russian Journal of Herpetology*, 19(3): 239–250.
- Prestwich K N. 1994. The energetics of acoustic signaling in anurans and insects. *American Zoologist*, 34(6): 625–643.
- Ryan M J, Rand A S. 2001. Feature weighting in signal recognition and discrimination by túngara frogs // Ryan M J. *Anuran Communication*. Washington, DC: Smithsonian Institution, 86–101.
- Ryan M J, Tuttle M D, Rand A S. 1982. Bat predation and sexual advertisement in a Neotropical anuran. *The American Naturalist*, 119(1): 136–139.
- Saenz D, Fitzgerald L A, Baum K A, et al. 2006. Abiotic correlates of anuran calling phenology: The importance of rain, temperature, and season. *Herpetological Monographs*, 20(1): 64–82.
- Tobias M L, Corke A, Korsh J, et al. 2010. Vocal competition in male *Xenopus laevis* frogs. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 64(11): 1791–1803.
- van Sluys M, Marra R V, Boquimpani-Freitas L, et al. 2012. Environmental factors affecting calling behavior of sympatric frog species at an Atlantic rain forest area, southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 46(1): 41–46.
- Wang J C, Cui J G, Shi H T, et al. 2012. Effects of body size and environmental factors on the acoustic structure and temporal rhythm of calls in *Rhacophorus dennysi*. *Asian Herpetological Research*, 3(3): 205–212.
- Wei L, Shao W, Fan X, et al. 2019. Advertisement calls of Guenther's frog *Hylarana guentheri* (Anura: Ranidae) during the breeding season. *Bioacoustics*, 28(2): 129–139.
- Wells K D, Schwartz J J. 2006. *The Behavioral Ecology of Anuran*

- Communication // Fay R R, Popper A N. Hearing and Sound Communication in Amphibians. Berlin: Springer Science & Business Media, 44–86.
- Zhou Y L, Qiu X, Fang X B, et al. 2014. Acoustic characteristics of eight common Chinese anurans during the breeding season. *Zoological Research*, 35(1): 42–50.
- 蔡明章. 1979. 三十二种福建无尾两栖类繁殖习性的观察. 福建师范大学学报: 自然科学版, (1): 71–79.
- 费梁, 叶昌媛, 江建平. 2012. 中国两栖动物及其分布彩色图鉴.
- 成都: 四川科学技术出版社.
- 孙志新, 王同亮, 朱弼成, 等. 2017. 红蹼树蛙繁殖期鸣声特征及鸣叫节律. *生态学杂志*, 36(6): 1672–1677.
- 王同亮, 贾乐乐, 翟晓飞, 等. 2019. 海陆蛙繁殖期鸣声特征和鸣叫节律. *生态学杂志*, 38(7): 2120–2125.
- 叶志强, 刘文华, 姜玉霞, 等. 2016. 沼蛙的两性异形和雌性繁殖特征. *安徽农业科学*, 44 (1): 5–7.
- 邹佩贞, 温彩燕, 蓝燕彬, 等. 2003. 沼水蛙繁殖习性与食性的初步研究. *动物学杂志*, 38(2): 64–67.

《动物学杂志》第十二届编辑委员会

名誉主编: 马 勇

主 编: 宋延龄

副 主 编: 赵 勇 彭景梗 孙悦华 梁 冰 (常务)

编 委: (以姓氏笔画为序)

丁长青 马 勇 马志军 马建章 王德华 计 翔 石树群 边疆晖 刘迺发
孙青原 孙悦华 宋延龄 宋林生 宋昭彬 张正旺 张明海 张春光 张树义
张堰铭 李 明 李枢强 李保国 李春旺 李新正 杨增明 陈广文 宛新荣
郑光美 费 梁 赵 勇 赵亚辉 夏国良 徐宏发 桂建芳 梁 冰 彭贤锦
彭景梗 曾治高 蒋志刚 蒋学龙 谢 锋 戴家银 魏辅文

编 辑: 梁 冰